

doi:10.11920/xnmzdk.2025.02.001

四川贡嘎山国家级自然保护区豹和豹猫的时空分化

刘名洋^{1,2},李旭琴³,李忠伦⁴,李英⁵,蒋勇⁵,阮光发⁵,鲁碧耕^{1,2},杨楠^{1,2}

(1.西南民族大学青藏高原动物遗传资源保护与利用教育部重点实验室,四川成都610041;2.西南民族大学青藏高原动物遗传资源保护与利用四川省重点实验室,四川成都610041;3.甘孜藏族自治州天然林保护中心,四川康定626000;4.甘孜藏族自治州新龙县林业局,四川新龙626800;5.四川贡嘎山国家级自然保护区管理局,四川康定626000)

摘要:食肉动物处于食物链和营养水平的顶端或次顶端,对维持生态系统结构和功能稳定具有重要作用.探究顶级和次顶级捕食者的生态位分化对于物种的区域整合保护和管理具有重要的现实意义.本研究利用四川贡嘎山国家级自然保护区2017—2020年的红外相机数据,分析对比了豹(*Panthera pardus*)和豹猫(*Prionailurus bengalensis*)两种猫科动物的栖息地分布和日活动节律情况.空间分析结果表明豹猫和豹适宜栖息地重叠度高,面积分别为1771.76 km²和1409.32 km²,豹猫对于人为干扰较强的区域适应能力更强;时间分析结果表明豹猫和豹在干季时间节律差异较大(时间重叠指数Dhat 1=0.620),豹猫活动高峰为20:00~4:00,而豹活动高峰为18:00~20:00.在湿季,豹猫和豹的活动节律差异较小(Dhat 1=0.938),整个夜间均为其活动高峰.研究结果将为深入探究同域顶级与次顶级捕食者的物种共存机制提供案例,同时也将为保护区豹和豹猫种群的精细化管理提供基础资料.

关键词:四川贡嘎山国家级自然保护区;顶级捕食者;次顶级捕食者;日活动节律;生态位分化

中图分类号:Q958

文献标志码:A

文章编号:2095-4271(2025)02-0119-08

Spatiotemporal differentiation of *Panthera pardus* and *Prionailurus bengalensis* in Gongga Mountain National Nature Reserve of Sichuan Province

LIU Mingyang^{1,2}, LI Xuqin³, LI Zhonglun⁴, LI Ying⁵, JIANG Yong⁵,

RUAN Guangfa⁵, LU Bigeng^{1,2}, YANG Nan^{1,2}

(1.Ministry of Education Key Laboratory of Qinghai-Tibetan Plateau Animal Genetic Resource Reservation and Utilization, Southwest Minzu University, Chengdu 610041, China; 2.Sichuan Provincial Key Laboratory of Qinghai-Tibetan Plateau Animal Genetic Resource Reservation and Utilization, Southwest Minzu University, Chengdu 610041, China; 3. Natural Forest Protection Center of Ganzi Tibetan Autonomous Prefecture, Kangding 626000, China; 4. Forestry Bureau of Xinlong County of Ganzi Tibetan Autonomous Prefecture, Xinlong 626800, China; 5. Sichuan Gongga Mountain National Nature Reserve Administration, Kangding 626000, China)

Abstract: At the top or sub-top of the food chain and nutrient level, carnivores play an important role in maintaining the structural and functional stability of ecosystems. The study of niche differentiation of top predators and sub-top predators is of great practical significance for regional integrated conservation and management of species. Using infrared camera data from 2017 to 2020 in Sichuan Gongga Mountain National Nature Reserve, this study utilized and compared the habitat distribution and daily activity patterns of two feline species: the leopard (*Panthera pardus*) and the leopard cat (*Prionailurus bengalensis*). Spatial analysis results indicated a high degree of overlap in suitable habitats for leopard cats and leopards, with respective areas of 1771.76 km² and 1409.32 km², with leopard cats being more adaptable to areas with more human disturbance. Temporal analysis

收稿日期:2024-05-10

通信作者:杨楠(1982-),男,助理研究员,博士,研究方向:动物行为生态学、野生动植物资源管理、生物多样性保护.E-mail: yangnan0204@126.com

基金项目:四川省自然科学基金项目(2022NSFSC0130);西南民族大学中央高校基本科研业务费专项资金项目(ZYN2024094)

sis results revealed significant differences in the daily activity patterns of leopard cats and leopards during the dry season (temporal overlap index $D_{hat} 1 = 0.620$). Leopard cats exhibited peak activity from 20:00 to 4:00, while leopards peaked from 18:00 to 20:00. In contrast, during the wet season, there was less difference in the activity patterns between leopard cats and leopards ($D_{hat} 1 = 0.938$), with both species exhibiting peak activity throughout the night. The results of this study provided examples for further exploring the mechanisms of the coexistence mechanisms between top and sub-top predators, and also offered support for the refined management of leopard and leopard cat populations in the Nature Reserve.

Keywords: Sichuan Gongga Mountain National Nature Reserve; top-predator; sub-top predator; daily activity rhythm; niche differentiation

在全球范围顶级捕食者种群衰退和灭绝,群落结构和种间关系急剧变化的背景下,同域分布的顶级和次顶级捕食者的物种共存机制成为了生态研究的热点问题之一^[1-2].顶级捕食者可以通过杀死、驱逐次顶级捕食者对其分布与多度产生直接负面影响^[3].同时,次顶级捕食者也可通过调整其活动生境和觅食时间等方式以避免与顶级捕食者正面冲突,减弱与顶级捕食者之间的种间竞争^[4].探究二者间的共存策略,不仅可为探究顶级捕食者种群衰退对于生物多样性的影响研究提供基础资料,也可为当地食肉物种的保护工作提供事实依据^[5].

四川贡嘎山国家级自然保护区(后称保护区)地处全球生物多样性热点地区——中国西南山地,是我国仅存的大型食肉动物群落维持和保护相对完好地区之一^[6].早期调查发现,该地区共分布有 7 种猫科动物,其中豹(*Panthera pardus*)和豹猫(*Prionailurus bengalensis*)优势度较高,是研究顶级和次顶级捕食者生态位分化研究的理想选择.目前,关于豹和豹猫的食性、栖息地利用和活动节律已有部分研究^[7-10],然而关于二者同域分布情况下的生态位分化研究仅限于单一维度上^[11],尚缺乏多生态维度上的综合认识.

本研究于 2017 年 1 月—2020 年 10 月在保护区及周边区域,基于红外相机技术收集的豹和豹猫活动照片数据,对比分析该区域豹和豹猫栖息地分布和日活动模式的差异,以期探究该区域内两种猫科动物在时空生态位上分化及共存策略.

1 研究区域概况

四川贡嘎山国家级自然保护区,位于青藏高原东部边缘,在横断山区的大雪山中段,涉及甘孜藏族自治州的泸定县、康定市、九龙县和雅安市的石棉县四

个县级行政区.地理位置介于东经 $101^{\circ}29' \sim 102^{\circ}12'$,北纬 $29^{\circ}01' \sim 30^{\circ}05'$,总面积为 $409\,143.5\text{ hm}^2$ (图 1).

保护区以保护高山生物多样性及多元生态系统为主,主要保护对象为大雪山系以贡嘎山为主的森林生态系统、各类珍稀野生动植物资源、低海拔现代冰川.区内山体高大,谷岭高低悬殊,从贡嘎山南坡大渡河河谷至主峰顶距离 29 km,相对高差达 6 500 余米,拥有从亚热带到寒带的山地自然垂直带谱,从低到高依次分布着干热河谷灌丛(1 000~1 600 m)、常绿阔叶林(1 600~2 000 m)、落叶阔叶林(2 000~2 400 m)、针阔混交林(2 400~3 100 m)、亚高山针叶林(3 100~3 500 m)、高山灌丛草甸(3 500~4 500 m)和高山流石滩(4 500~4 900 m);西坡起点海拔 3 000 m 左右,拥有除干热河谷灌丛和阔叶林外的各植被类型,海拔分布略向上移,依次为针阔混交林(<3 000 m)、亚高山针叶林(3 000~4 000 m)、高山灌丛草甸(4 000~4 700 m)及高山流石滩(4 700~5 100 m).

2 研究方法

2.1 红外相机布设与数据收集

研究团队于 2017 年 1 月—2020 年 10 月在保护区及周边区域布设了共计 461 台红外相机(型号为 Ltl 6210, Ltl 6310 和 L710-940;图 1),红外相机布设位点的选择综合考虑保护区内不同类型栖息地分布面积、野生动物出现概率以及野外工作人员可到达性等因素.相机布设在视野开阔区域,保证镜头正前方没有植被和地形遮挡.每季度更换一次相机电池及 SD 卡,并检查相机性能.

为避免物种记录位点集中分布导致的模型过拟合,在 ArcGIS 10.2 中创建渔网工具将保护区划分为若干 $1\text{ km} \times 1\text{ km}$ 的公里网格^[12],当若干条同类物种记录

位点位于同一缓冲区内,则随机保留一条.最终,共有 26 个豹和 76 个豹猫记录位点参与 MaxEnt 模型分析.

2.2 环境数据来源和处理

已有研究表明,猫科动物栖息地选择主要受气候、地形、植被、水源等环境因子的影响,同时随着人类生产方式的改变,人为干扰也越来越成为决定野生动物栖息地选择的关键因素.因此,本研究在结合贡嘎山保护区的具体环境特征的基础上,选取可能影响猫科动物生境利用的环境因子作为协变量.共获取了气候、地形、植被和人为影响 4 类 29 种环境因子用于初选:1)其中 19 个生物气候变量(bio_1~bio_19)来

自 WorldClim 网站(<https://worldclim.org/>);2)地形因子(海拔、坡度、坡向)均由数字高程模型(DEM)数据(<https://www.gscloud.cn/>)在 ArcGIS 10.2 中处理获得;3)植被指数数据采用 MOD13Q1,并选取增强植被指数(EVI)作为分析数据,来源于 <https://www.Ipdaac.ucgs.gov>,植被类型数据来源于 Landsat 830 m 卫星遥感数据(<https://ids.ceode.ac.cn>);4)保护区内道路及水域数据均来自全国基础地理数据库(<https://www.webmap.cn/>),结合奥维卫星地图予以修正,并在 ArcGIS 10.2 中计算每个红外相机样点到主要道路以及水域的距离(表 1).

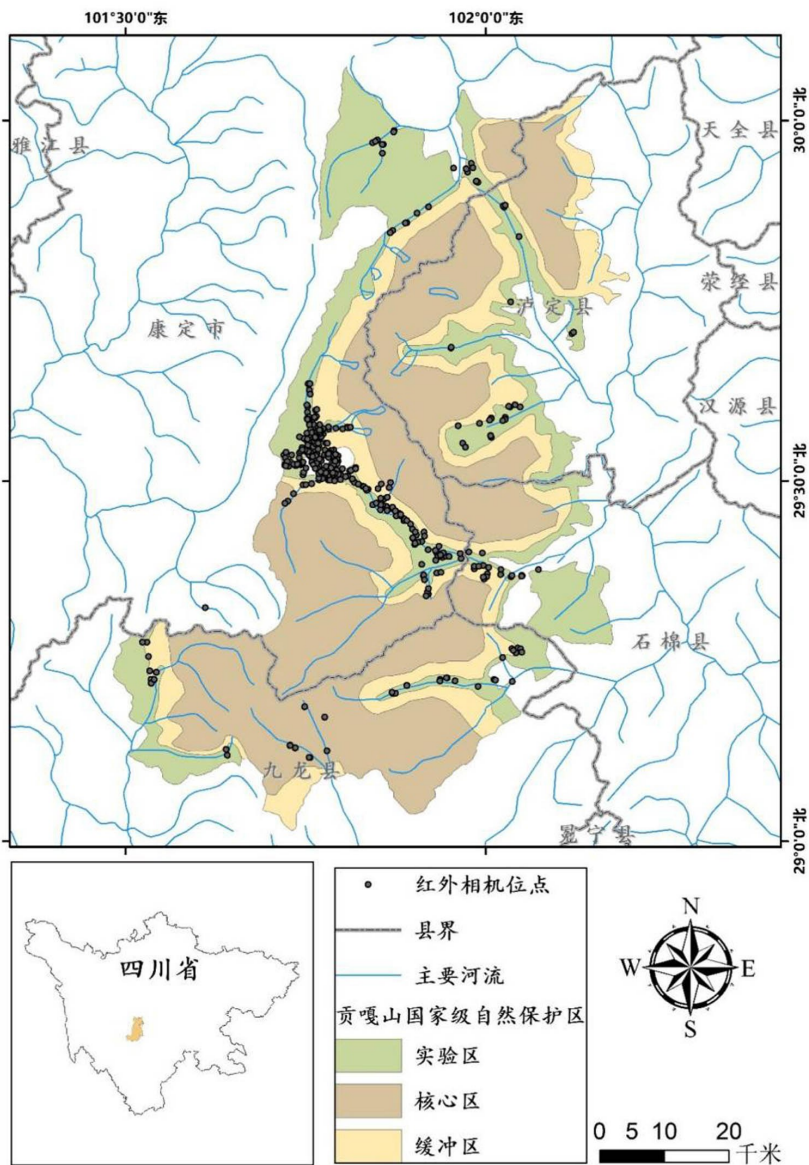


图 1 四川贡嘎山国家级自然保护区地理位置与红外相机调查位点

Fig. 1 Geographical Location and Infrared Camera Survey Sites of Sichuan Gongga Mountain National Nature Reserve

表 1 环境变量信息表

Table 1 Environmental variable information

编号	变量	代表值	分辨率	类型	是否用于模型分析
1	bio_1	年均温	1×1 km	连续型	√
2	bio_2	平均日较差	1×1 km	连续型	
3	bio_3	等温性	1×1 km	连续型	
4	bio_4	季温性	1×1 km	连续型	
5	bio_5	最暖月最高温	1×1 km	连续型	√
6	bio_6	最冷月最低温	1×1 km	连续型	
7	bio_7	年温差	1×1 km	连续型	
8	bio_8	最湿季均温	1×1 km	连续型	
9	bio_9	最干季均温	1×1 km	连续型	
10	bio_10	最暖季均温	1×1 km	连续型	
11	bio_11	最冷季均温	1×1 km	连续型	
12	bio_12	年降水量	1×1 km	连续型	
13	bio_13	最湿月降水量	1×1 km	连续型	
14	bio_14	最干月降水量	1×1 km	连续型	
15	bio_15	季节性降水(变异系数)	1×1 km	连续型	
16	bio_16	最湿季降水	1×1 km	连续型	√
17	bio_17	最干季降水	1×1 km	连续型	
18	bio_18	最暖季降水	1×1 km	连续型	
19	bio_19	最冷季降水	1×1 km	连续型	√
20	海拔高度	海拔高度	30×30 m	连续型	√
21	距河流距离	到河流的距离	30×30 m	连续型	√
22	距公路距离	到公路的距离	30×30 m	连续型	√
23	EVI _{max}	年最大植被指数	250×250 m	连续型	√
24	EVI _{mean}	年平均植被指数	250×250 m	连续型	√
25	EVI _{min}	年最小植被指数	250×250 m	连续型	√
26	EVI _{std}	年内植被生产力变异程度	250×250 m	连续型	√
27	坡度	坡度	30×30 m	分类型	√
28	坡向	坡向	30×30 m	连续型	√
29	植被类型	植被类型	30×30 m	分类型	√

将所有环境因子图层在 ArcGIS 中统一剪裁边界、分辨率。为避免多重共线性对模型拟合的影响,用 Spearman 秩相关系数(r_s)检验各环境因子的共线性,筛选并保留 $|r_s| < 0.6$ 的环境因子用于后续分析,最终 14 个环境因子用于 MaxEnt 模型分析(表 1)。

2.3 最大熵模型法

Phillips 等^[13]基于最大熵原理开发了以 Java 语言运行的 MaxEnt 模型,首次将最大熵原理应用于物

种空间分布预测领域。本研究随机抽取 25% 的物种分布位点作为模型预测的测试集,并将剩余位点作为训练集。模型进行 20 次自举法(Bootstrap)重复运算,并取平均值作为最终预测结果以增加模型结果稳定性^[14]。使用 AUC 值(Area under the ROC curve)评估模型预测精度,值域为 $[0, 1]$,其值越大,表明模型预测效果越好^[15]。

生境适宜指数 (HSI, Habitat suitability index) 可用于物种栖息地适宜性评价,其值域为[0,1],其值越大,表明适宜性越高.参考侯宁等^[16]对生境适宜性划分标准,依据 MaxEnt 模型最大约登指数划分物种的适宜、次适宜和不适宜生境.

2.4 日活动节律分析

本研究对保护区 2017 年 1 月—2020 年 10 月的红外相机监测数据进行梳理.为避免红外相机短时间连续拍摄同一物种导致的数据假重复,同一红外相机位点 30 min 内出现多次同一物种记为一次有效记录^[17].将一年分为干季(10 月—次年 3 月)和湿季(4 月—9 月),以分别测算出两物种在季节时间尺度上的日活动节律与重叠性关系.同时,计算出豹和豹猫日活动节律的重叠指数(Coefficient of overlap,用 Dhat 表示),重叠指数(Dhat) 的值域为[0,1],其值越大,表明两物种时间生态位重叠度越高,其中样本量<75 选用重叠指数(Dhat 1),样本量>75 则选用重叠指数(Dhat 4).上述计算和绘图均在 R 软件 (Version 4.1.3)使用 R 包“overlap”内完成.

3 结果

3.1 空间分布格局

豹猫和豹的训练集和测试集 AUC 值均超过 0.90,表明 MaxEnt 模型对两物种潜在适宜栖息地的预测效果极好(表 2).

表 2 豹和豹猫的 AUC 值及标准偏差

Table 2 AUC values and standard deviation of leopards and leopard cats

模型评估指标	豹猫	豹
测试集 AUC 值	0.911	0.935
训练集 AUC 值	0.962	0.979
AUC 标准偏差(SD)	0.038	0.026

在贡嘎山保护区 4 091.4 km²的范围内,豹猫和豹适宜栖息地(次适宜栖息地+适宜栖息地)面积分别约为 1 771.76 km²(Value > 0.017 9)和 1 409.32 km²(Value > 0.027 1),分别约占保护区总面积的 43.30%和 34.45%.豹猫和豹的适宜栖息地位置重叠度较高,主要位于保护区南部海拔相对较低的河谷和沟壑、中南部的子梅村至界碑石的狭长河谷、西北部的老榆林沟以及东南部的磨子沟、小沟、海螺沟和燕子沟等区域.豹猫适宜栖息地面积大于豹,其单独适宜栖息地主要位于两物种适宜栖息地重叠区域外缘(图 2).

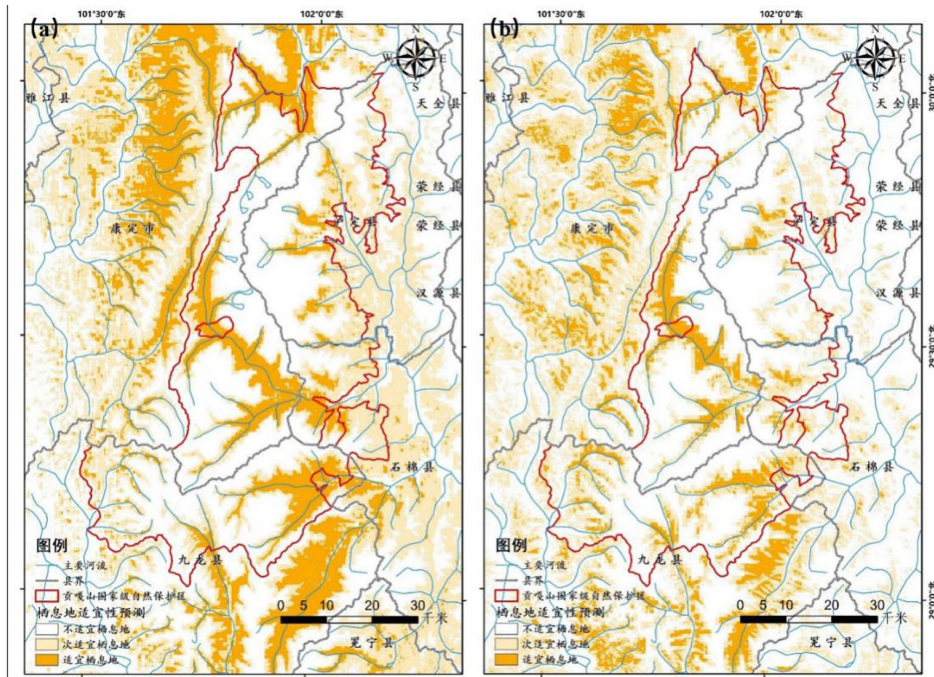


图 2 四川贡嘎山国家级自然保护区豹猫 (a) 和豹 (b) 适宜栖息地

Fig. 2 Suitable habitat for leopard cats (a) and leopards (b) in Sichuan Gongga Mountain National Nature Reserve

根据模型给出的变量响应结果,最冷季度降水量、海拔高度、距道路距离和坡向是对豹栖息地影响

贡献率最高的环境变量,其更偏好于最冷季度降水量在 15~21 mm,海拔 2 400~5 000 m,距道路较远的阳

坡、半阳坡或者无坡向的区域(图 3).而最冷季度降水量、海拔高度、年最小植被指数、距河流距离是对豹猫栖息地贡献率最高的环境变量,其更偏好于最冷月

降水在 15~22 mm,海拔 2 000~4 500 m,年最小植被指数较大且距离河流较近区域(图 4).

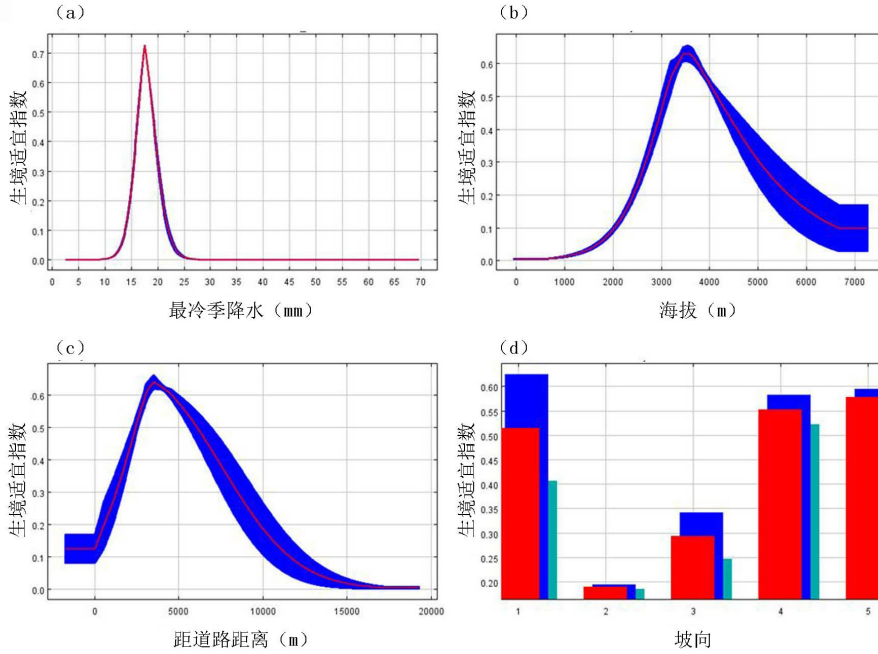


图 3 豹栖息地适宜性对重要环境因子的响应曲线

Fig. 3 Response curve of leopard habitat suitability to important environmental factors
注:图(d)中 1~5 分别表示无坡向、阴坡、半阴坡、阳坡和半阳坡

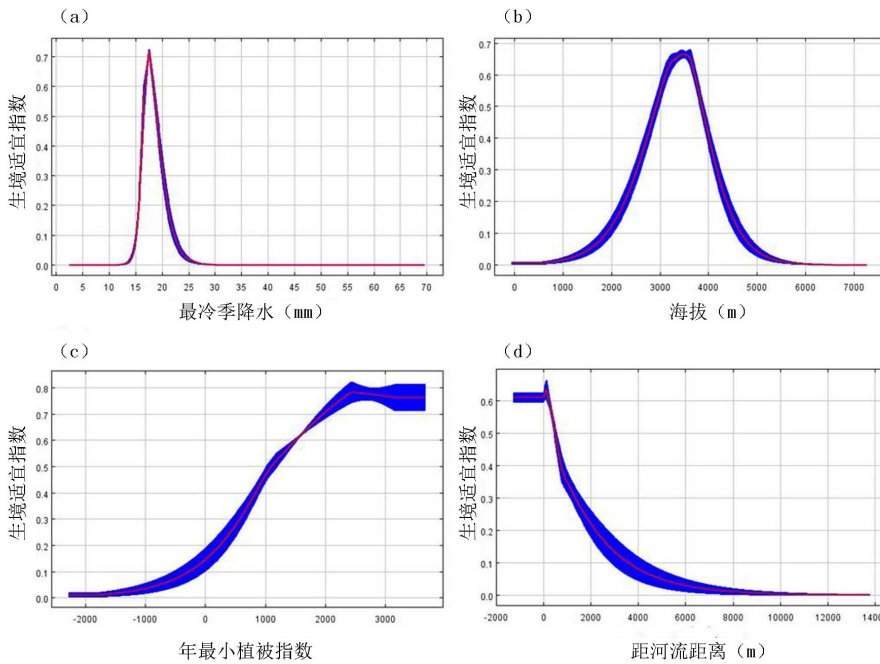


图 4 豹猫栖息地适宜性对重要环境因子的响应曲线

Fig. 4 Response curve of leopard cat habitat suitability to important environmental factors

3.2 时间分布格局

在干季时间尺度上,豹猫的早晚活动高峰表现不明显,且在夜晚保持着较高水平的活动强度.豹则出现了 2:00~3:00、5:00~7:00 两个活动小高峰和 18:00~20:00 活动高峰.在湿季时间尺度上,豹猫和豹的活动高峰期都出现在晚上,且持续时间较长

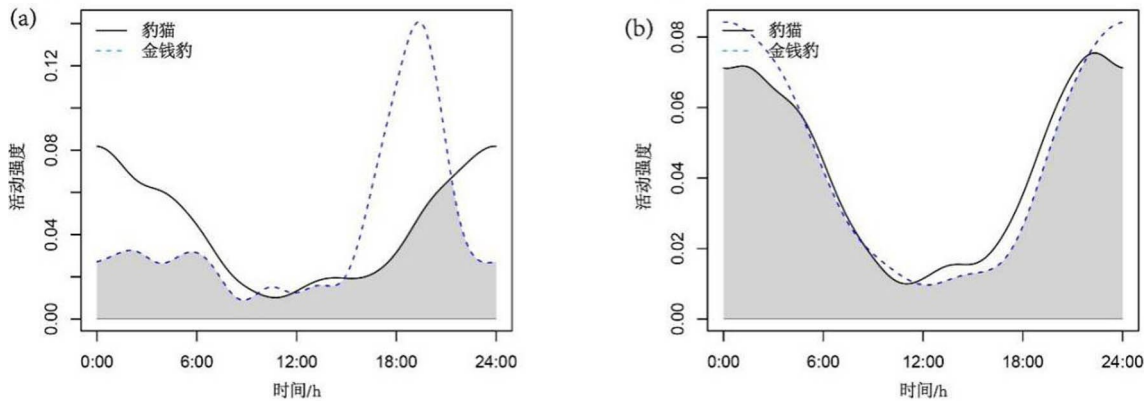


图 5 豹猫和豹在干季 (a) 和湿季 (b) 时间尺度上的日活动节律图

Fig. 5 Daily activity rhythms of leopard cats and leopards on the time scales of dry season (a) and wet season (b)

注:灰色区域表示两物种活动节律发生重叠

4 讨论

在时间、空间和营养这三个被广泛认可的生态位维度中,空间生态位分化被认为是近缘物种同域分布中最为重要和常见的,也是发生时间生态位分化和营养生态位分化的前提条件^[18],因此明确野生动物适宜栖息地的空间分布格局是对其开展保护和管理工作的基础和重要组成部分.保护区内豹猫和豹的潜在适宜栖息地面积分别约占保护区总面积的 43.30% 和 34.45%,均呈斑块化分布,主要分布于保护区南部、中南部、东南部和西北部的部分区域.在水平维度上,豹猫和豹在保护区的适宜栖息地面积分别约为 1 771.76 km² 和 1 409.32 km²,值得注意的是,豹猫与豹的栖息地高度重叠,这与之前关于四川地区顶级捕食者和次顶级捕食者相关研究的结果是一致的^[19-20],分析有以下三方面原因:1) 两者偏好的栖息地类型相似,结果显示最冷季度降水量和海拔是对豹和豹猫的栖息地适宜性影响最大的两个环境因子,且豹和豹猫对于这两个环境因子的范围偏好相似(图 3、图 4);2) 两者在食性生态位上存在差异从而可以共存,豹猫食性较为复杂,主要以鼠类、鸟类等小型猎物为食,植物和昆虫作为次要食物,而豹则主要以大中型有蹄类为

(22:00~5:00),在夜晚的活动强度远大于白天.

豹猫和豹在干季和湿季的日活动重叠指数 (Dhat1) 分别为 0.620 和 0.938,表明两物种在干季的日活动节律具有一定差异,但在湿季的日活动节律重叠度非常高(图 5).

食^[21];3) 两者在精细尺度的空间生态位上存在差异,本研究结果显示豹猫偏好植被丰富(年最小植被指数)的区域,豹猫体型较小的优势可以使其通过茂密灌丛等躲避同一区域活动的豹.此外,保护区内豹猫的适宜栖息地范围明显高于豹,这与保护区日常巡护和样线法调查过程中发现豹猫活动痕迹高于豹的结果相符.豹猫的适应能力更强,能适应人为活动较强的低海拔区域,且对公路等强人为影响因素没有明显负反馈响应,而豹却相反,仅能栖息于远离人类活动区域的中高海拔区域(图 3、图 4).同时,豹等顶级捕食者种群数量的减少会导致中级捕食者生存压力减小,从而导致其种群和栖息地范围表现出增长趋势.

日活动节律分析结果表明,豹猫和豹都为夜行性动物,这可能与它们的食性偏好有关,豹猫主要捕食的小型兽类多为夜行性,而豹主要捕食的大中型有蹄类也多为夜行性或晨昏活动性^[21-22].此外,夜间行动可以躲避人类干扰,也能增强隐蔽度从而提高捕猎成功率.豹和豹猫的活动节律在不同季节也存在差异.在干季,豹猫和豹存在明显的时间生态位分化,豹的活动高峰出现在 18:00~20:00,而豹猫活动高峰出现在 20:00~次日 4:00.两者之间存在明显的避让行为,豹猫在干季通过调整其活动节律降低与豹活动的

重叠,可能是为了规避豹的非捕食性威胁.这与施小刚等^[19]得出的结论一致——次顶级捕食者赤狐会在活动时间上避让顶级捕食者雪豹,以减弱两者间种间竞争.在湿季时,豹和豹猫整个夜间都处于高峰活动状态,两者活动节律差异很小(重叠指数 $D_{hat1} = 0.938$),这可能有如下两个原因:1)湿季茂密的灌丛植被增强了豹猫小体型的优势,豹猫可以通过微生境上的分化去减弱与豹的竞争强度;2)湿季时育幼需求导致次顶级捕食者的捕食需求增加,从而增加觅食时间,甚至可能冒险捡食顶级捕食者留下的食物残骸^[23].

本研究发现,保护区内豹猫和豹空间生态位高度重叠,但豹猫可以通过主动调整其日活动节律来回避或减轻种间竞争^[24].该结果为深入理解顶级与次顶级捕食者的共存机制提供案例,同时也将为保护区精细化保护管理工作提供基础资料.但研究并未考虑到营养生态位,也并未涉及到其他食肉动物,后续研究应通过更系统的方案设计、更多生态位维度的分析以进一步增强对于食肉动物物种共存的理解.

致谢

感谢四川贡嘎山自然保护区众多工作人员对于野外调查工作的大力支持,以及保护区管理局在项目实施、后勤、资金等方面的大力支持.

参考文献

- [1] RIPPLE W J, ESTES J A, BESCHTA R L, et al. Status and ecological effects of the world's largest carnivores[J]. *Science*, 2014, 343(6167): 1241-1248.
- [2] DAVIS C L, RICH L N, FARRIS Z J, et al. Ecological correlates of the spatial co-occurrence of sympatric mammalian carnivores worldwide[J]. *Ecology Letters*, 2018, 21(9): 1401-1412.
- [3] BERGER K M, GESE E M, BERGER J. Indirect effects and traditional trophic cascades: a test involving wolves, coyotes, and prong-horn[J]. *Ecology*, 2008, 89(3): 818-828.
- [4] DI BITETTI M S, DE ANGELO C D, DI BLANCO Y E, et al. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage[J]. *Acta Oecologica*, 2010, 36(4): 403-412.
- [5] HUTCHINSON G E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? [J]. *The American Naturalist*, 1959, 93(870): 145-159.
- [6] 李晟, WILLIAM J M, 王大军, 等. 西南山地红外相机监测网络建设进展[J]. *生物多样性*, 2020, 28(9): 1049-1058.
- [7] PALEI H S, PRADHAN T, SAHU H K, et al. Diet and activity pattern of leopard in relation to prey in tropical forest ecosystem[J]. *Mammalia*, 2022, 86(1): 1-12.
- [8] 杨剑焕, 李敬华, 杨浩炫, 等. 基于红外相机数据评估华南地区豹猫的种群密度和活动节律[J]. *生物多样性*, 2022, 30(9): 93-103.
- [9] 王双贵, 郭志宏, 顾伯健, 等. 六盘山华北豹的栖息地利用及保护建议[J]. *生物多样性*, 2022, 30(9): 163-173.
- [10] 滕扬, 盖立新, 李建, 等. 两种分析方法在豹猫食物构成中的应用比较[J]. *兽类学报*, 2023, 43(1): 50-58.
- [11] 韦怡. 华北豹恐惧效应下豹猫的食物组成研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2023.
- [12] 李晟, 王大军, 肖治术, 等. 红外相机技术在我国野生动物研究与保护中的应用与前景[J]. *生物多样性*, 2014, 22(6): 685-695.
- [13] PHILLIPS S J, ANDERSON R P, SCHAPIRE R E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions[J]. *Ecological Modelling*, 2006, 190(3-4): 231-259.
- [14] PHILLIPS S J, DUDIK M. Modeling of species distributions with maximum entropy: New extensions and a comprehensive evaluation[J]. *Ecography*, 2008, 31(2): 161-175.
- [15] SWETS J A. Measuring the accuracy of diagnostic systems[J]. *Science*, 1988, 240(4857): 1285-1293.
- [16] 侯宁, 戴强, 冉江洪, 等. 大相岭山系泥巴山大熊猫生境廊道设计[J]. *应用与环境生物学报*, 2014, 20(6): 1039-1045.
- [17] 冯彬, 胡露, 赵姗姗, 等. 同域分布中华鬣羚与中华斑羚时空生态位特征[J]. *生态学报*, 2022, 42(13): 5275-5284.
- [18] SCHOENER T W. The compression hypothesis and temporal resource partitioning[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1974, 71(10): 4169-4172.
- [19] 施小刚, 史晓昀, 胡强, 等. 四川邛崃山脉雪豹与赤狐时空生态位关系[J]. *兽类学报*, 2021, 41(2): 115-127.
- [20] 斯煌凯. 四种食肉目动物时空生态位分化及人类干扰影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2020.
- [21] 王姣. 山西铁桥山华北豹(*Panthera pardus fontanierii*)猎物丰富度及其食物组成的季节差异研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2021.
- [22] 何兴成, 付强, 吴永杰, 等. 水鹿的群体结构和活动节律分析[J]. *兽类学报*, 2019, 39(2): 134-141.
- [23] O'MALLEY C, ELBROCH L M, LENDRUM P E, et al. Motion-triggered video cameras reveal spatial and temporal patterns of red fox foraging on carrion provided by mountain lions[J]. *PeerJ*, 2018, 6(4): e5324.
- [24] LUCHERINI M, REPPUCCI J I, WALKER R S, et al. Activity pattern segregation of carnivores in the High Andes[J]. *Journal of Mammalogy*, 2009, 90(6): 1404-1409.

(责任编辑:和力新,殷锋,付强,张阳,肖丽;英文编辑:周序林,郑玉才)